Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano - 121 (1-2): 101-120. 15-VI-1980

ANGELO POLUZZI (*)

I BRIOZOI MEMBRANIPORIFORMI DEL DELTA SETTENTRIONALE DEL PO

Riassunto. — Lo studio dei Briozoi membraniformi nelle aree di delta a Nord del « Po di Levante », ha fornito i seguenti risultati:

— i valori di diversità tassonomica sono molto bassi per la presenza di due sole specie di Cheilostomi, *Conopeum seurati* (Canu) e *Cryptosula pallasiana* (Moll), entrambe marcatamente euritopiche;

— le colonie di *Conopeum* passano da un morfotipo membraniporiforme di piccola taglia ad un morfotipo che combina ai differenti stadi di sviluppo astogenetico un habitus membraniporiforme, pseudovinculariiforme e celleporiforme. Questo fa pensare che nel continuum di *r*- e *K*-selezione tali organismi assumano posizioni intermedie in funzione di fattori biotici e abiotici contingenti;

— sotto il profilo adattativo, alle colonie risulta talora vantaggiosa l'acquisizione di una notevole biomassa in tempi brevi. *Conopeum*, polimorfico, impiega i kenozoidi come elementi modulari per l'autosindrome delle varie branche zoariali; *Cryptosula*, monomorfica, utilizza la plasticità dei tessuti scheletrici per edificare uno zoario composito, riferibile al tipo eschariforme;

— la complessità degli organi di comunicazione interzoidale (septule), indica per entrambe le specie un alto livello di integrazione morfologica e funzionale.

Abstract. — *The membraniporiform Bryozoa in the North Delta of the Po river.*

This study is concerned with membraniporiform *Cheilostomata* inhabiting a typical deltaic system, north to the distributary channel of the Po river, named « Po di Levante ». The conclusions are as follows.

The structure of Bryozoan community is dictated by aperiodic fluctuations of physical factors and heavily dominated by two eurytopic species recognized as *Conopeum seurati* (Canu) and *Cryptosula pallasiana* (Moll).

As inferred by the relative abundance, *Conopeum* maximizes the intrinsic rate of increase in landward ipoaline marshes, encrusting the stems of *Ruppia spiralis*. Species populations are typified by small-sized, unilamellar and membraniporiform colonies. In other adjacent habitats, growing on hard substrata, *Conopeum* combines broadly encrusting portions with pseudovinculariiform and celleporiform morphotypes.

(*) Istituto di Geologia e Paleontologia dell'Università, Via Zamboni 67, 40127 Bologna.

This suggests that in the continuum of r- and K-selection, such organisms may assume in their life cycle intermediate positions regulated mainly by contingent biotic and abiotic factors.

From an adaptative viewpoint, sometime it is considered to be advantageous to the colony the achievement of a large biomass within a short-time span. Polymorphic *Conopeum* employs kenozoids as modular elements for the autosyndrome of various zoarial fronds. Monomorphyc *Criptosula* utilizes the plasticity of the skeletal tissues to build a composite zoarium referrable to the eschariform type.

Regarding the morphological characters of the two deltaic species, the complexity of interzoidal communication organs (including the lateral, transverse and basal septulae of *Conopeum*), indicates a high level of morphological and functional integration.

Concetti informatori e scopi del lavoro.

I Briozoi membraniporiformi presentati in questo studio sono stati raccolti nelle « valli » e nelle « paludi » a Nord del canale distributore detto « Po di Levante » (Fig. 1).

Il corpo delle acque del Delta costituisce un sistema climaticamente instabile per le continue variazioni dei parametri chimico-fisici (salinità, temperatura ...) legate in massima parte ai cicli stagionali ed ai flussi di marea. Gli organismi che occupano tali aree sono sottoposti ad un elevato stress fisiologico e tendono ad adattarsi all'ambiente fisico ancor prima che all'ambiente biologico (*Physically controlled community* di SANDERS, 1968, p. 252); la struttura della comunità biotica è caratterizzata da una bassa diversità tassonomica, da un elevato numero di individui e dalla presenza di specie euriece. Le fluttuazioni ambientali paiono inoltre correlate positivamente con un elevato livello di polimorfismo (BRETSKY & LORENZ, 1969) e con una forte variazione genetica e fenotipica delle popolazioni specifiche (LEVINS, 1968).

Su quest'ultimo punto vi è discordanza con i dati sperimentali e le conclusoni di molti Aa. (SCHOPF & GOOCH, 1971, 1972; GOOCH & SCHOPF, 1973; VALENTINE & AYALA, 1974) secondo cui la variazione genetica contrasta con quella morfologica, è strettamente legata alla diversità tassonomica e consegue alla stabilità dell'ambiente. Le popolazioni delle aree instabili sono dunque accompagnate da un'ampia variazione morfologica, mentre non sono interessate che in minima parte dalla variazione genetica.

I componenti delle comunità controllate fisicamente sono di piccola taglia, hanno un breve ciclo di vita, un rapido sviluppo ed un elevato potenziale riproduttivo. PIANKA (1970) colloca tali organismi nel continuum di r-selezione — K-selezione (concetto di MCARTHUR & WILSON. 1967) in prossimità del punto terminale r. Il simbolo r indica la velocità massima di accrescimento specifico e rappresenta un estremo teorico ove non si hanno effetti di densità e competizione. Le risorse trofiche ed

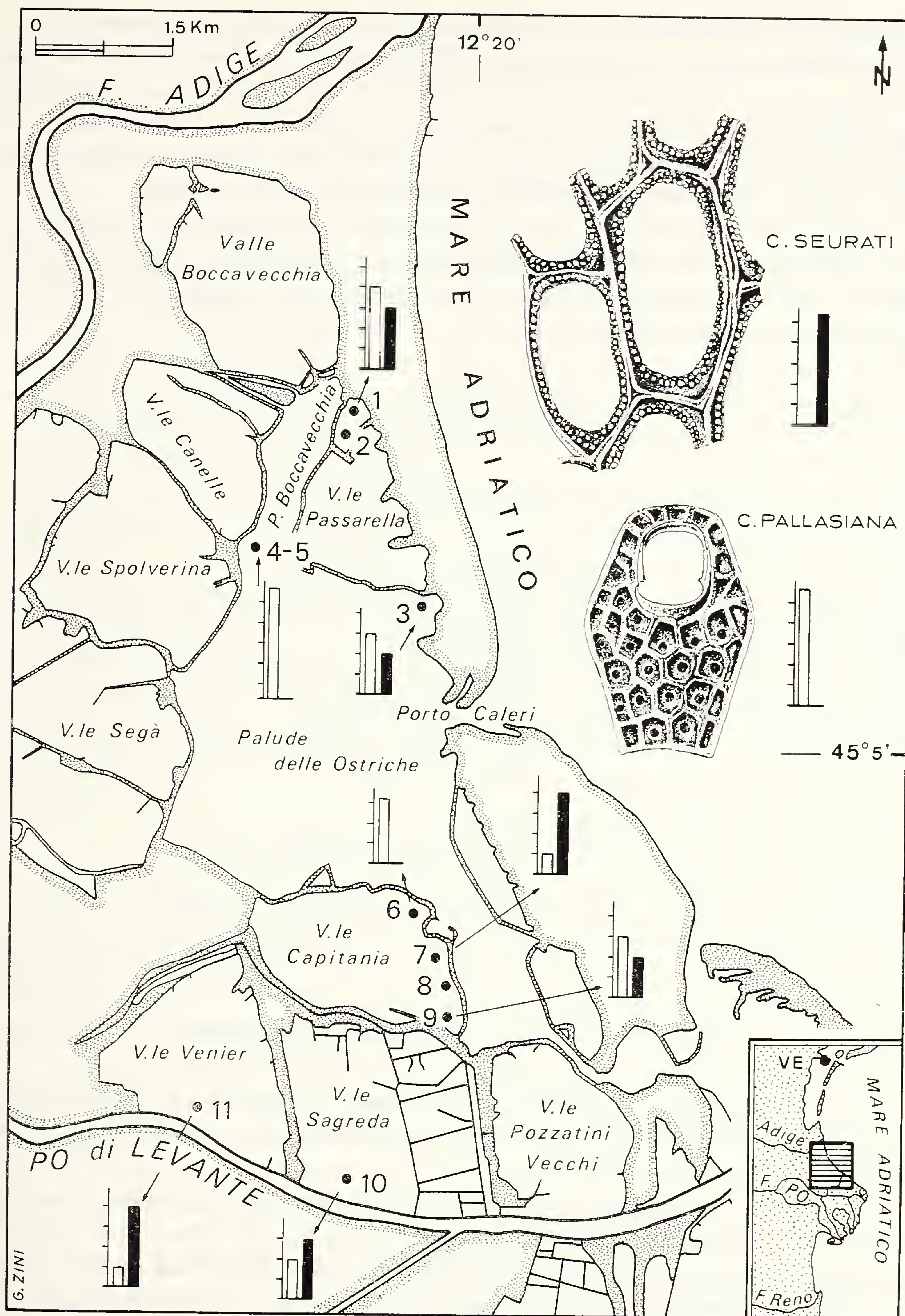


Fig. 1. — Distribuzione areale di *Conopeum seurati* (Canu) e *Cryptosula pallasiana* (Moll). L'altezza delle colonnine in bianco e nero è proporzionale al numero di colonie delle due specie conteggiate in ciascuna stazione.

energetiche dell'ambiente sono devolute esclusivamente al mantenimento di un elevato tasso di riproduzione. All'opposto, *K* esprime la dimensione delle popolazioni all'equilibrio e si riferisce ad un ambiente saturato dagli organismi. La lotta per lo spazio e le altre risorse è particolarmente intensa mentre è minimizzata la spesa energetica per la funzione riproduttiva; i taxa *K*-selezionati risultano estremamente specializzati.

Scopo del presente lavoro è il confronto dialettico dei concetti di cui sopra con i dati ecologici, morfologici e funzionali riscontrati nei Briozoi del Delta, per potenziare l' impiego di tali organismi nell'ambito delle scienze paleontologiche.

TABELLA 1. — Ubicazione, profondità, data di prelievo... dei Briozoi studiati. Il segno + indica la presenza della specie.

Camp.	Località	Prof. (m)	Data	Substrato incrostato	Conopeum	Cryptos
1	V.le Passarella	0,50	11.5.79	Vegetale non identificato	+	+
2	V.le Passarella	0,30	11.5.79	Canne palustri (*Phragmites communis* T.)	+	+
3	P.de delle Ostriche	0,30	11.5.79	Rami d'albero	+	+
4	P.de Boccavecchia	0,50	12.5.79	Alghe feoficee (*Cystoseiraceae*)		+
5	P.de Boccavecchia	0,50	12.5.79	Mitilo e Demospongia		+
6	V.le Capitania	0,50	26.6.79	Alghe feoficee (*Cystoseira* sp.)		+
7	V.le Capitania	0,30	26.6.79	Corteccia d'albero	+	
8	V.le Capitania	0,10	26.6.79	Plastica	+	
9	V.le Capitania	0,10	26.6.79	Piante palustri (*Ruppia spiralis* L.)	+	+
10	V.le Sagreda	0,30	27.6.79	Corteccia d'albero	+	+
11	V.le Venier	0,30	27.6.79	Piante palustri (*Ruppia spiralis* L.)	+	+

Fisiografia dell'area e distribuzione dei Briozoi.

L'area di studio è costituita da « paludi » separate dal mare aperto da ampi cordoni litorali e da « valli » chiuse artificialmente da argini in pietra o in muratura (Fig. 1).

Le prime sono lagune costiere solcate da una fitta rete di canali di marea e caratterizzate da un ricambio idrico molto attivo. Le seconde sono stagni salmastri (*marsh*), spesso eutrofizzati (MARCUZZI, 1968, p. 234) con fondi riducenti infestati da piante acquatiche. I valori di salinità rilevati alla fine di giugno nelle valli variano da 25,32‰ (V.le Venier) a 16,42‰ (V.le Capitania); da 23,37‰ a 12,36‰ in punti diversi della P.de delle Ostriche e della P.de Boccavecchia.

In quest'ultimo bacino la concentrazione salina delle acque subisce ampie fluttuazioni ad opera principalmente degli apporti fluviali e delle correnti di marea.

La biocenosi degli organismi bentonici è caratterizzata dalla presenza di due sole specie di Briozoi membraniporiformi *Cryptosula pallasiana* (Moll) e *Conopeum seurati* (Canu). I fattori fisici che controllano criticamente la distribuzione delle popolazioni specifiche sono l'energia di fondo e il tipo di substrato incrostato. Infatti sull'argine di ponente della P.de di Boccavecchia, in regime di correnti di marea, sui talli flessibili di alcune alghe Cystoseiracee si sviluppano esclusivamente colonie di *C. pallasiana* (camp. 4, Fig. 1). Nelle parti più riparate dello stesso bacino (camp. 3), in substrati duri d'origine vegetale (rami d'albero parzialmente o completamente sommersi) *C. pallasiana* si associa a *C. seurati* in proporzioni numeriche quasi uguali.

Nel complesso delle valli chiuse, estese verso l' interno della piana deltizia, prende il sopravvento *C. seurati.* Il supporto di incrostazione è fornito dalla pianta infestante *Ruppia spiralis* L. . Il caule e le foglie della pianta, estremamente flessibili, non limitano in alcun modo lo sviluppo delle colonie di *C. seurati*, data l'assenza di turbolenze sul fondo. La specie di CANU pare dunque raggiungere il massimo del suo potenziale biotico (*sensu* ODUM 1973, p. 181) all' interno di acque stagnanti, soggette a frequenti eutrofizzazioni, con disponibilità di substrati praticamente illimitata.

Sviluppo e forma della colonia.

La morfologia dello zoario, estremamente variabile a seconda della specie, è stata esaminata sistematicamente da STACH (1936-37). L' idea generale è che nei vari habitat del dominio bentonico, il morfotipo della colonia rappresenti una risposta adattativa, fissata per ereditarietà, notevolmente vantaggiosa sotto il profilo selettivo.

I cambi adattativi appaiono più pronunciati nei tipi di colonia che STACH chiama « stabili », capaci cioè di sviluppare un solo fenotipo zoariale specializzato e congruente con particolari situazioni ambientali. A questa categoria sono da ascrivere le forme erette e flessibili, quelle fenestrate, quelle mobili sul substrato . . .

Gli zoari del tipo « instabile », a differenza di quanto visto sopra, presentano una notevole variabilità morfologica, che può intendersi come un adattamento fisiologico a condizioni di elevato stress ambientale (CHEETHAM, 1971); in pratica variazioni sfavorevoli del regime idrodinamico o restrizioni nella disponibilità del substrato (COOK, 1968) possono determinare il passaggio da forma eretta rigida a forma incrostante

e viceversa. La plasticità del fenotipo consente alle colonie instabili di insediarsi su una notevole varietà di biotopi e si traduce in chiave filogenetica in una progressiva affermazione sulle forme più specializzate (GAUTIER, 1962). A questo secondo gruppo sono da riferire le due specie di cheilostomi membraniporiformi raccolti nel delta *Conopeum seurati* (Canu) e *Cryptosula pallasiana* (Moll).

Conopeum seurati - La larva è di tipo *Cyphonauta* e dopo un intervallo di vita planctonica di circa 4 giorni (PRENANT & BOBIN, 1966) si insedia su erbe e canne palustri (*Ruppia spiralis*, *Phragmites communis*), su legni sommersi, bottiglie di plastica e colonie morte di *C. pallasiana* (Tab. 1). Nello stadio astogenetico precoce (neanico) l'ancestrula ha una prima gemmazione distale, poi viene interamente circondata dalle sei generazioni successive (COOK & HAYWARD, 1966, Fig. 2). Nello stadio di maturità (efebico), per gemmazione distale si individuano delle branche multiseriali divergenti che si estendono a ventaglio in direzione centrifuga. La presenza di « zoidi biforcanti » (BANTA & HOLDEN, 1974) determina lo sdoppiamento delle file di zoidi e l'espansione laterale delle branche. Per autosindrome (KNIGHT-JONES & MOISE, 1961; STEBBING, 1973) si ha fusione e raccordo delle varie parti dello zoario e formazione di colonie unilamellari, a contorno subcircolare, che in alcuni casi raggiungono il diametro di 70 mm (camp. 8).

Sul piano morfometrico si riscontrano analogie con *Conopeum tenuissimum* (Canu) (DUDLEY, 1973, p. 276). La prima zona di cambio astogenetico, ristretta ad una decina di generazioni zoidali, è caratterizzata da un forte gradiente dimensionale e di complessità morfologica; nella successiva zona di ripetizione astogenetica l' incremento dimensionale appare molto ridotto se non addirittura assente (Tab. 2). In certi distretti della colonia fattori microambientali (BOARDMAN *et al.*, 1969, p. 304) possono creare variazioni biometriche ingenti ed alterare il morfotipo della colonia stessa. Infatti *a*) vengono incorporati piccoli epibionti (micromolluschi, foraminiferi) (Tav. 1, fig. 3) che determinano un habitus piriforme a base allungata simile a quello di *Conescharellina*; *b*) i filamenti algali che vegetano abbondanti sul substrato sono ricoperti da 2-4 o più serie longitudinali di zoidi che formano rami ad habitus pseudovinculariiforme (Tav. 1, fig. 1; Tav. 2, fig. 4); *c*) sulle colonie originariamente unilamellari e quinconciali, si formano ammassi di zoidi accatastati irregolarmente: l'asimmetria e le deformazioni dei muri verticali, i cambi continui di polarità, la concentrazione di individui polimorfici (kenozoidi), indicano un habitus nettamente celleporiforme. Tale morfotipo è generalmente correlato con il costipamento conseguente allo sviluppo della colonia stessa (camp. 2, camp. 10).

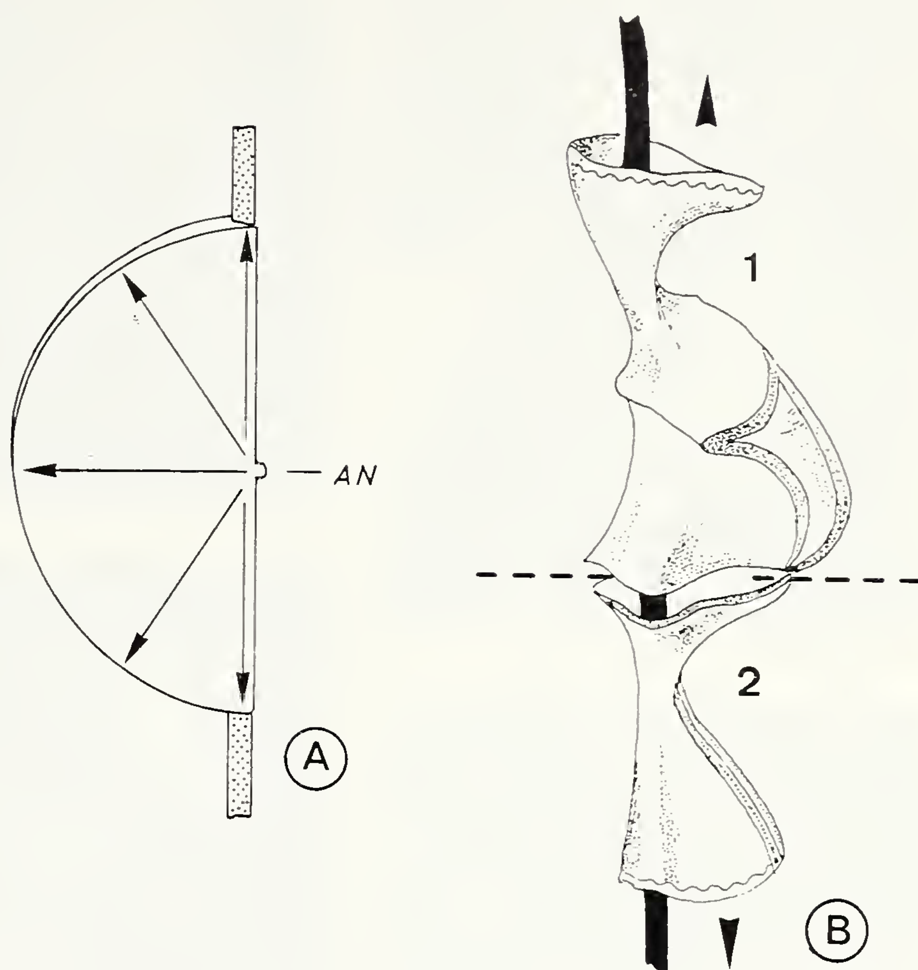


Fig. 2. — Zoari di *Cryptosula pallasiana*. A. Ripiegamento della lamina zoariale attorno ad uno stelo d'alga: i due lembi si saldano per probabile bioadesione. Le frecce indicano le direzioni di accrescimento delle file di zoidi. B. Sviluppo di un complesso di colonie lungo una fronda algale. Le svasature alla base della colonia 1 e alla sommità della colonia 2 sono flange per la giunzione, forse con omosindrome (linea tratteggiata) delle due parti. L'accrescimento procede nelle direzioni indicate dai due apici.

Cryptosula pallasiana - E' una specie cosmopolita particolarmente diffusa nelle zone di mare piccolo e nelle lagune dell'Adriatico settentrionale (Neviani, 1937, 1939). Il nome del genere deriva dal fatto che l'embrione matura in un diverticolo (*brood chamber*) della parete vestibolare (Calvet, 1900). La larva è lecithotrofica e viene espulsa dietro stìmoli luminosi esterni (Ryland, 1960). Dopo un breve periodo di motilità si insedia su supporti di tipo vegetale, animale o minerale ove sviluppa uno zoario membraniporiforme, unilamellare, quinconciale, con espansioni lobate talora suberette (cf. Gautier, 1962, p. 169). L'adesione al substrato è assicurata dalla secrezione epiteliale di un semplice acido mucopolisaccaride (Soule, 1973).

Nel delta *Cryptosula* si ritrova abbondante *a*) nella zona di *Ruppia spiralis* con colonie tubulari centimetriche accresciute sulle foglie della pianta infestante; *b*) nella zona delle macrofite Cistoseiracee lungo i circuiti di marea; le colonie sono decimetriche, ripiegate attorno ad un filamento algale e saldate dorso-dorso per bioadesione (Fig. 2 a, b; Tav. 1, fig. 2 e 5, camp. 4 e 6). L' intero edificio zoariale rappresenta probabilmente una modifica funzionale atta a contrastare le forze vive dell'ambiente idrodinamico (cf. Rider & Cowen, 1977, p. 38). Infatti 1) le convoluzioni della lamina e i vari lobi anastomizzati tra loro sono punti di sostegno per neutralizzare i momenti torcenti e flettenti e le tensioni che agiscono lungo l'asse maggiore della colonia; 2) l'apertura a calice dell'estre-

mità apicale e antapicale è una flangia che congiunge i vari segmenti zoariali per migliorare la stabilità e la rigidità dell' intero complesso. La variante di *Cryptosula* assume in questo caso l'aspetto e il comportamento idrodinamico di uno zoario eschariforme, secondo le modalità descritte da CHEETHAM (1971).

Gemmazione.

Conopeum seurati - Nel processo astogenetico, la lamina primaria della colonia — se si eccettua la zona periancestrulare (v. sopra) — si forma *essenzialmente* per gemmazione distale. Gli strati secondari, ad habitus celleporiforme, prendono origine da uno o più zoidi « capostipiti » gemmati nella cavità di uno dei componenti lo strato basale (Tav. 2, figg. 2, 3, 5; Tav. 1, fig. 4). Il nuovo individuo non rispetta la polarità dello zoecio ospite, ha muri verticali emergenti, gemma in posizione distale. Successivamente, per gemmazione bilaterale gli zoidi si espandono in maniera caotica e non direzionata e possono aggregarsi per autosindrome ad altri gruppi formati alla stessa maniera (Tav. 2, fig. 2; Tav. 1, fig. 9).

TAVOLA 1

Fig. 1. — *Conopeum seurati*. Rami ad habitus pseudovinculariiforme sviluppati attorno a filamenti algali vegetanti sul substrato. Lo strato primigenio della colonia è membraniporiforme. (× 5)

Fig. 2. — *Cryptosula pallasiana*. Colonia accresciuta su una fronda di alga Cistoseiracea. La lamina zoariale è ripiegata su se stessa e saldata al bordo. (× 2)

Fig. 3. — *Conopeum seurati*. Piccoli epibionti incorporati dallo zoario. Si noti la configurazione nodulare o piriforme assunta in tali punti dagli zoidi. (× 7)

Fig. 4. — *Conopeum seurati*. Zoidi rigenerati all' interno di una camera zoidale primaria. Tali individui sono i capostipiti dello strato celleporiforme secondario. (× 12)

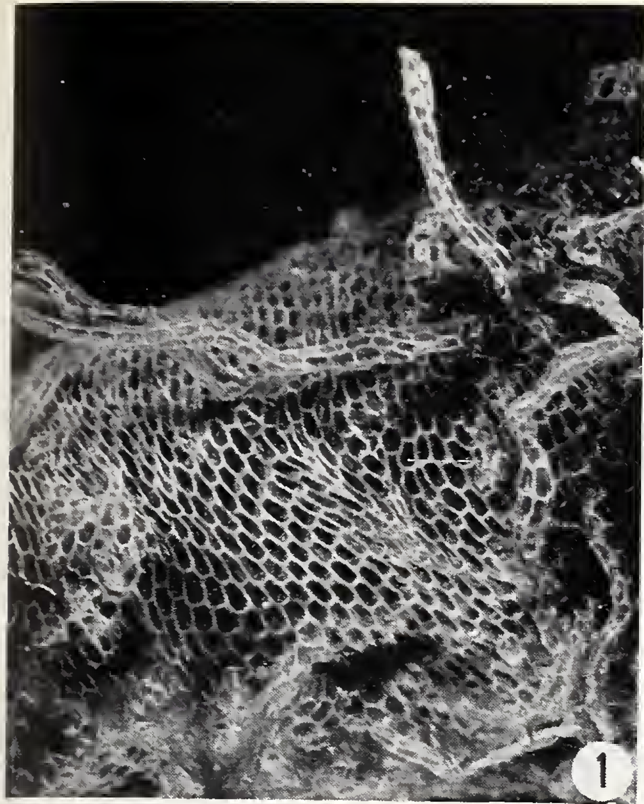
Fig. 5. — *Cryptosula pallasiana*. Colonia composita epifita su *Cistoseira* sp. Le sottocolonie sono riunite con probabile autosindrome. Si notino le convoluzioni marginali della doppia lamina e le svasature apicali. (× 1,5)

Fig. 6. — *Conopeum seurati*. Omosindrome di due branche della colonia con la « cooperazione » di kenozoidi. (× 15)

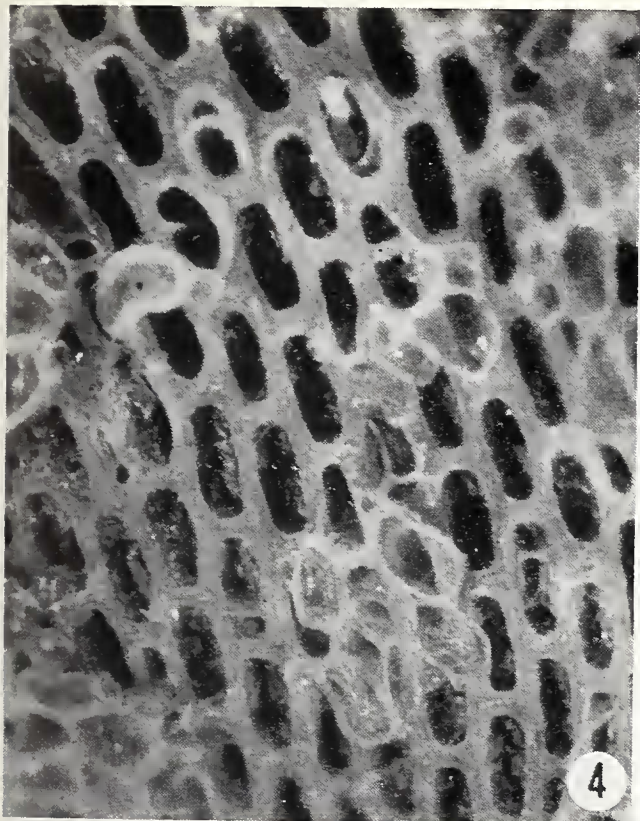
Fig. 7. — *Conopeum seurati*. Porzione dello zoario incrostante l'erba infestante *Ruppia spiralis*, in V.le Venier. Gli zoari sono di piccola taglia in quanto soggetti ad una maggior pressione di *r*-selezione. (× 12)

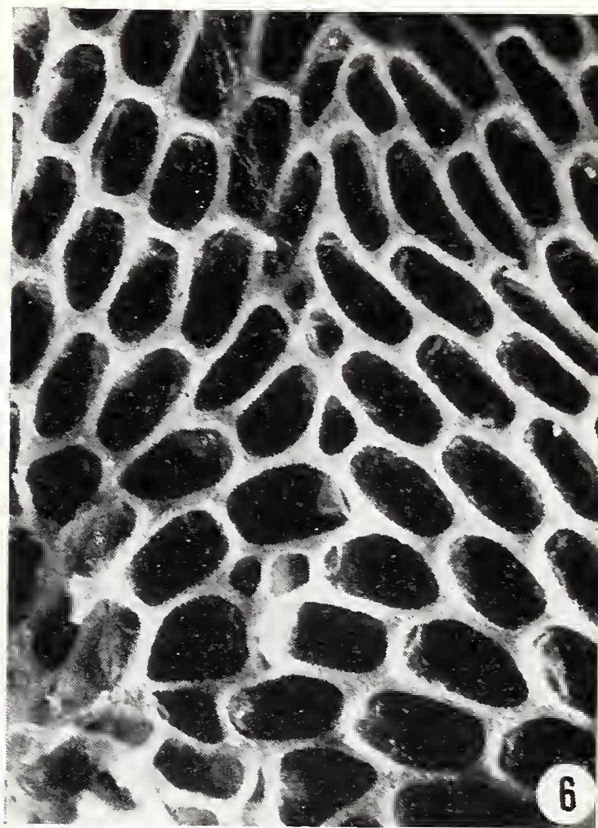
Fig. 8. — *Conopeum seurati*. Zoidi celleporiformi armati di 8-9 spine irregolari. Di norma gli zoidi portano due spine in posizione latero-distale. (× 10)

Fig. 9. — *Conopeum seurati*. Morfotipo della colonia celleporiforme. (× 5)

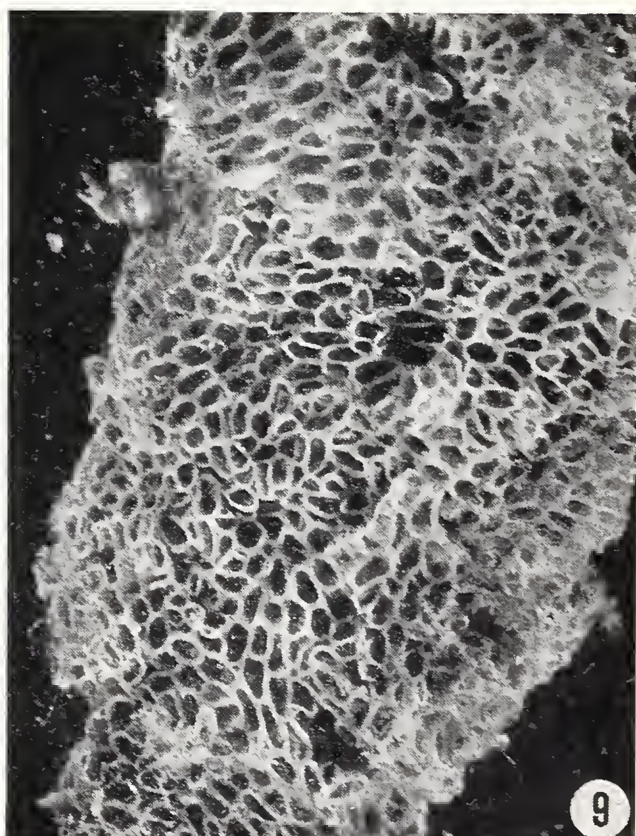

1

2

3

4

5

6

7

8

9

A mio avviso la « gemmazione endozoeciale » è da interpretare come un fenomeno di rigenerazione del tipo descritto da BORG, 1947, p. 30 e menzionato da BANTA, 1969, p. 160. All' interno dello zoecio ospite il polipide degenera, forma probabili corpi bruni e dall'epitelio del cistide superiore genera il nuovo polipide. Da sottolineare l'estesa capacità di gemmare degli individui neoformati.

Cryptusula pallasiana - Non sono in grado di precisare le modalità di gemmazione nello stadio neanico. Altrove la gemmazione è distale o distolaterale per la presenza di zoidi biforcanti (BANTA, *ibid.*). L'habitus multilamellare di alcuni esemplari non dipende da gemmazione frontale, ma da sovrapposizione di branche di due o più colonie indipendenti tra loro.

Individui polimorfici: kenozoidi e spinozoidi.

BOARDMAN *et al.*, 1969 includono negli effetti di variazione extragenetica l'astogenesi della colonia, l'ontogenesi dello zoide, i cambi causati dal microambiente e il polimorfismo. In accordo con SILEN 1977, p. 184, quest'ultimo fenomeno può essere semplicemente definito come « una variazione discontinua nella morfologia degli zoidi ». I polimorfi più comuni sono: avicolari, vibracoli, kenozoidi, spinozoidi.

TAVOLA 2

Fig. 1. — *Conopeum seurati*. Morfotipo pseudovinculariiforme. Un piccolo kenozoide chiude una serie longitudinale di zoidi. (× 55)

Fig. 2. — *Conopeum seurati*. Strati secondari celleporiformi sovrastanti una lamina primigenia. Gli individui celleporiformi sono rigenerati dagli zoidi primari e gemmano lungo tutto il loro perimetro zoidale. (× 50)

Fig. 3. — *Conopeum seurati*. Rigenerazione di uno zoide primario. L' individuo « parricida » ha polarità invertita e una gemma distale. (× 45)

Fig. 4. — *Conopeum seurati*. Filamento algale incorporato da zoidi in disposizione biseriale. Si noti l' intumescenza sul pavimento degli zoidi. (× 50)

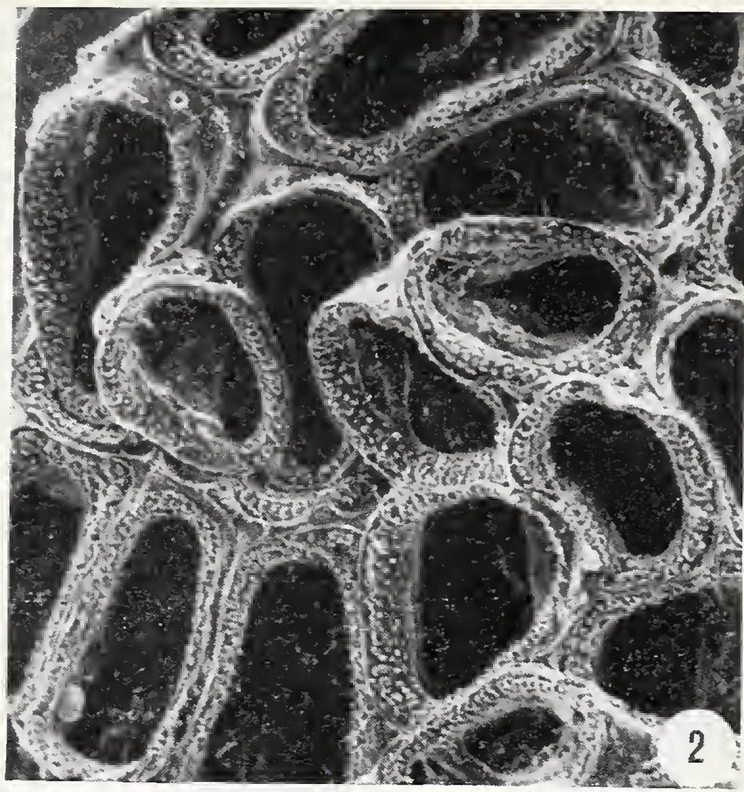
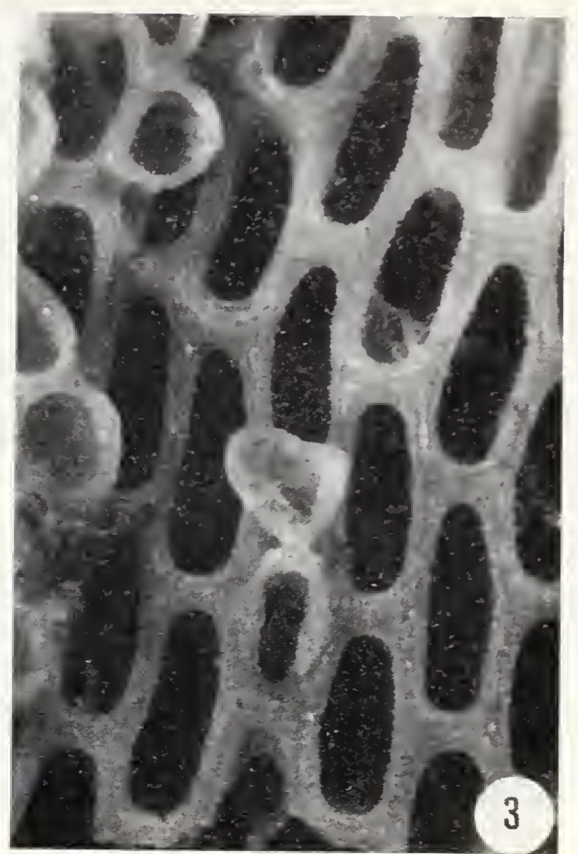
Fig. 5. — *Conopeum seurati*. Riorganizzazione di un intero individuo (rigenerazione) all' interno di uno zoide dello strato primario. (× 100)

Fig. 6. — *Conopeum seurati*. Zoeci perforati da septule basali. In chiaro la gimnocisti, la criptocisti e i *doppi* muri laterali e trasversali. (× 100)

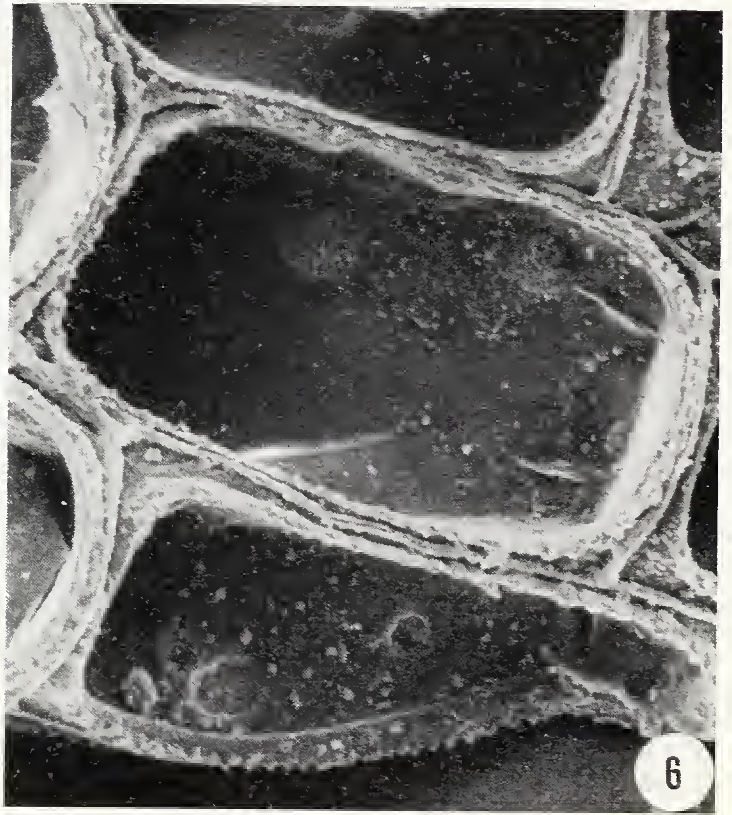
Fig. 7. — *Conopeum seurati*. Tipo di septula basale (visibile nel primo zoecio in basso di fig. 6). (× 1000)

Fig. 8. — *Conopeum seurati*. Tipo di septula basale (visibile nello zoecio mediano di fig. 6). (× 1000)

Fig. 9. — *Conopeum seurati*. Tipo di septula basale al fondo di una leggera depressione. (× 1000)


1

2

3

4

5

6

7

8

9

Conopeum seurati - Porta numerosi kenozoidi a contorno triangolare, poligonale, o variamente deformato. Il confronto biometrico con i normali autozoidi fornisce i seguenti valori di lunghezza:

TABELLA 2. — $\overline{Lz}$ indica la lunghezza media dello zoide in mm; No il numero delle misure; (e.m.) gli estremi della media; (s) la deviazione standard; (V%) il coefficiente di variazione.

	$\overline{Lz}$	No	(e.m.)	(s)	(V%)
Autozoide	0.57	17	0.29-0.80	0.155	27.11
Kenozoide	0.20	14	0.06-0.34	0.098	49.84

Gli individui polimorfici si osservano in parti ben precise della colonia: *a*) in alcune gemmazioni binarie di un autozoide biforcante. La crescita allometrica delle due gemme adiacenti porta ad un normale zoide e ad un kenozoide; entrambi divengono primi membri di una nuova fila (SOULE & SOULE, 1964; POWELL & COOK, 1966); *b*) nella terminazione distale di una fila che si estingue e che si raccorda con due file contigue (Tav. 2, fig. 1); oppure all'apice di branche che si intersecano da opposte direzioni (Tav. 1, fig. 6).

La presenza di kenozoidi è da riferire all'elevato livello di integrazione e di differenziazione funzionale conseguita dagli individui costi-

---

TAVOLA 3

Fig. 1. — *Conopeum seurati*. Branca eretta quadriseriale con muri laterali non a contatto. Nella parte prossimale dello zoide sono presenti 3 septule. Lo zoide in basso porta due spine latero-distali. (× 165)

Fig. 2. — *Conopeum seurati*. Particolare dell'esemplare di fig. 1 che evidenzia due septule prossimali ridotte alla semplice faccia abanulare. Notare che la piastra porosa è interna allo zoide. (× 750)

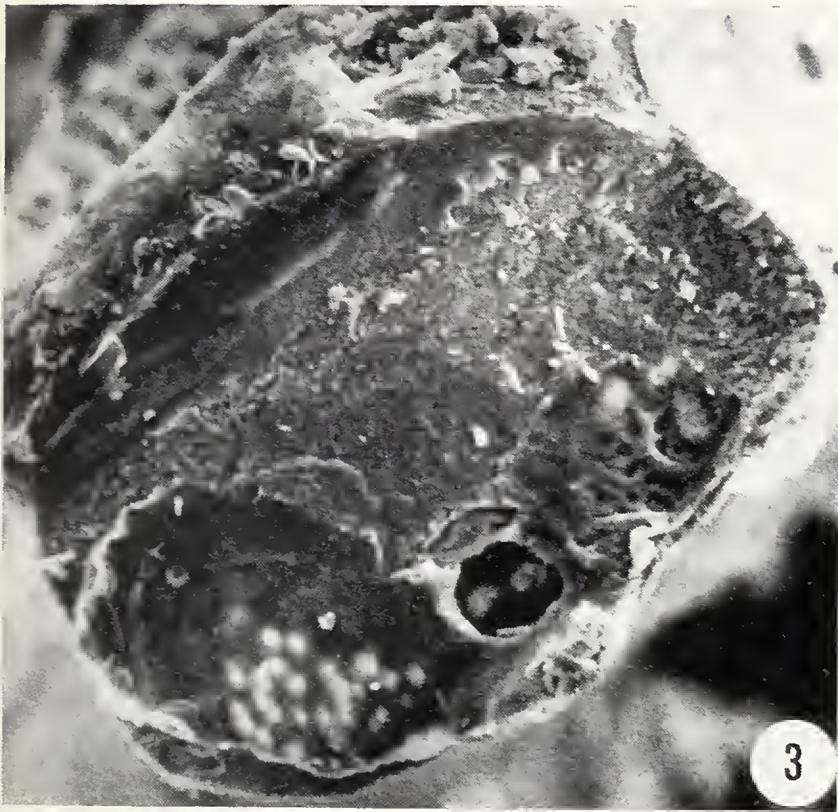
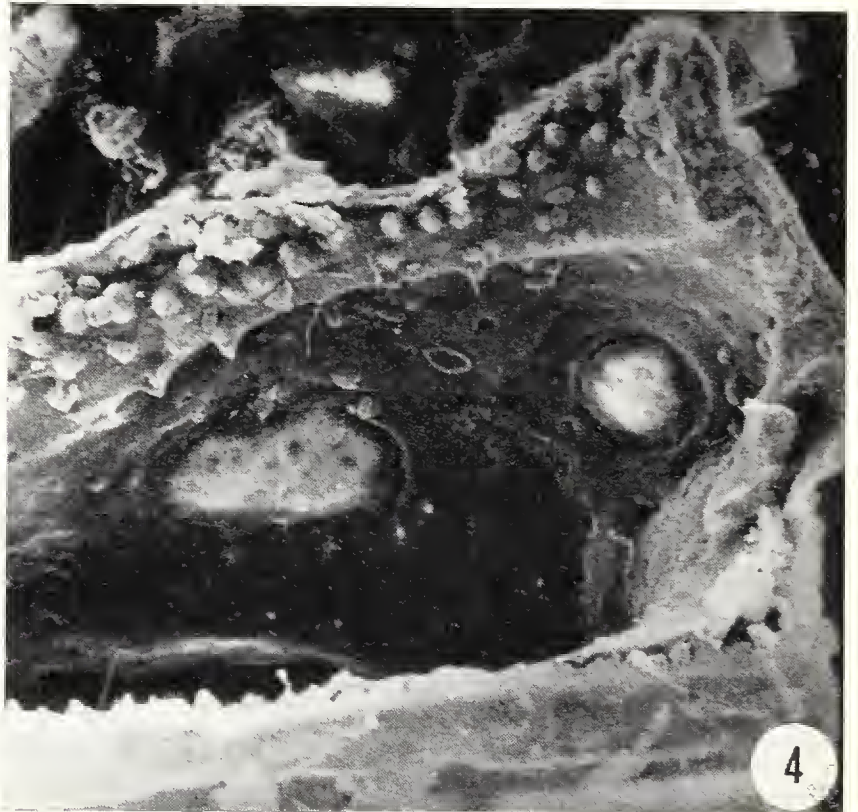
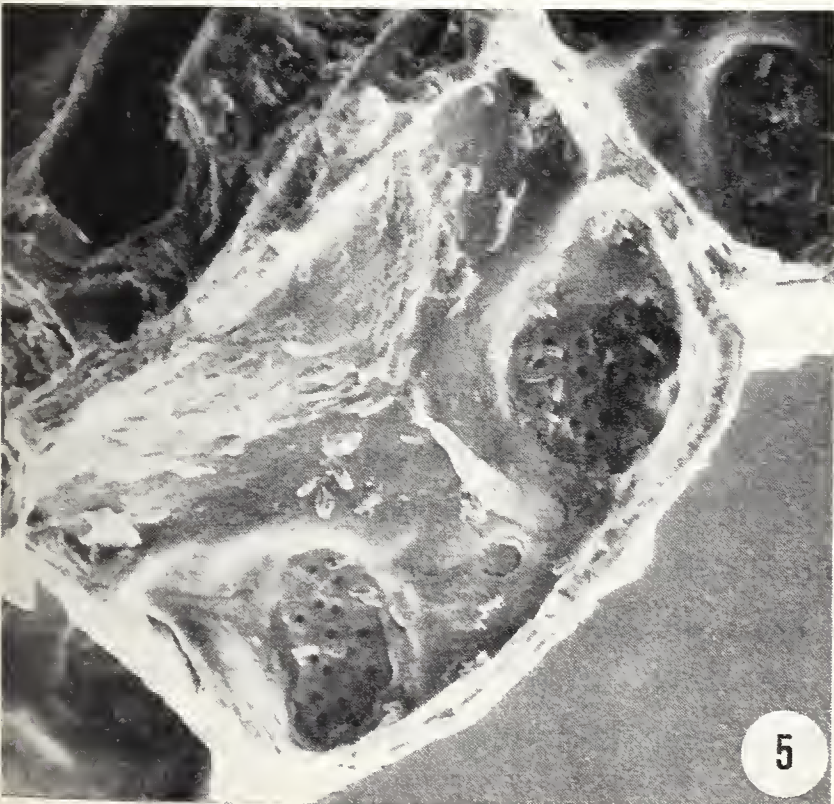
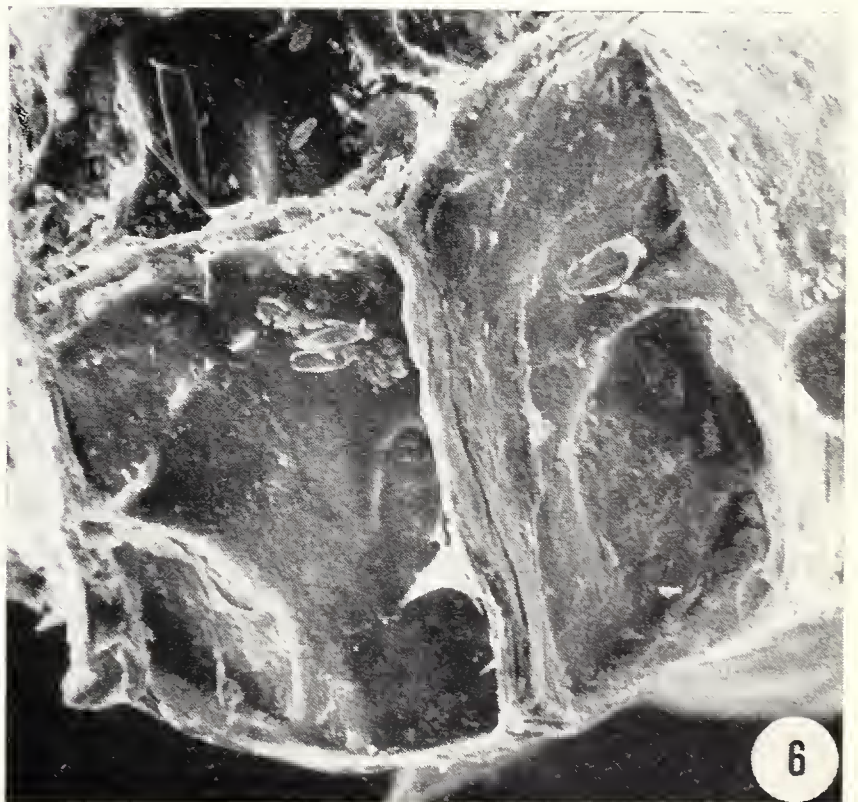
Fig. 3. — *Conopeum seurati*. Parete trasversale con 3 septule. La septula a sinistra è coperta da un tegumento (lembo di cuticola intercalare) con tubercoli perforati all'apice (?) in corrispondenza dei pori. (× 180)

Fig. 4. — *Conopeum seurati*. Parte prossimale di uno zoide membraniporiforme. Visibili 2 septule con faccia abanulare rivolta all'interno. (× 200)

Fig. 5. — *Cryptosula pallasiana*. Muro trasversale con 2 septule laterali e septula centrale sdoppiata. (× 150)

Fig. 6. — *Cryptosula pallasiana*. Muro trasversale in uno zoide biforcante. Sul lato sinistro neoformato si notano 2 septule; su quello destro una sola septula di grandi dimensioni. (× 160)


1

2

3

4

5

6

tuenti il complesso coloniale (cf. COWEN & RIDER, 1972; FARMER *et al.*, 1973). Le condizioni dell'ambiente impongono un rapido accrescimento che *Conopeum* realizza espandendosi in branche multiseriali divergenti (v. pag. precedenti). L'autosindrome di tali parti, essenziale al consolidamento della colonia, avviene grazie alla « cooperazione » di unità funzionali (kenozoidi) con i normali autozoidi. L'elevata capacità di secernere carbonato di calcio, comune ai kenozoidi di molti Cheilostomi Sertellidi (BANTA, 1977, p. 80), può concorrere in maniera determinante all'aggregazione delle varie parti dello zoario.

Gli spinozoidi sono il complesso di spine che caratterizzano le zoide di molti Gimnolemati (SILEN, 1977, p. 196). *C. seurati* possiede normalmente due protuberanze o due spine internamente cave in posizione latero-distale (cf. PRENANT & BOBIN, 1966, p. 129; RYLAND & HAYWARD, 1977, p. 62), che possono passare a 8 oppure a 9 in certe parti dello zoario (Tav. 1, fig. 8). Nessuna delle cause esogene associate allo sviluppo delle spine (prevenzione contro il ricoprimento di altri organismi, STEBBING, 1973; attività del regime idrodinamico, LAGAAIJ, 1952...) è stata accertata in *Conopeum*. Resta il fatto che tali strutture non sono mai vantaggiose all' individuo singolo, ma alla colonia nel suo insieme (FARMER et al., *ibid.*, p. 236).

Cryptosula pallasiana - E' completamente sprovvista di eterozoidi (polimorfi) e in particolare di avicolari (cf. SCHOPF, 1973). Il caso segnalato da OSBURN (1952) « di un piccolo avicolario mediano, suborale, all'apice di un modesto processo umbonato » presente in forme dell'Atlantico e del Pacifico (p. 471), non ha riscontro nei ns. esemplari né in quelli del Mediterraneo occidentale descritti da GAUTIER (*ibid.*).

Organi di comunicazione interzoidale: septule.

Nello studio delle comunicazioni interzoidali dei Cheilostomi è opportuno distinguere tra muri esterni e muri interni (SILEN, 1944). I primi comprendono le pareti basali e laterali e sono una calcificazione dell'ectocisti, lo strato acellulare che avvolge lo zoide e che deriva dalla cuticola primaria dell'ancestrula (BANTA, 1969, fig. 23); i secondi sono semplici setti trasversi che si formano all'estremità distale dello zoide per fusione di elementi scheletrici basali e laterali. Durante lo sviluppo del setto compaiono aree ovali non calcificate, che, ricoperte di piastre porose (*pore plate*) danno luogo alle « septule primarie trasverse ».

I muri laterali degli zoidi contigui sono doppi e separati tra loro da una cuticola intercalare penetrata tra i due individui per intusussccp-

zione della ectocisti distale (BANTA). Tali muri sono perforati da « septule laterali » asimmetriche, e strutturalmente più complesse delle precedenti. Infatti su uno dei muri accoppiati, portano una piastra porosa circondata da un ispessimento dei tessuti scheletrici; sull'altro, un'area subellittica con luce pari alla piastra stessa. Poiché la cuticola intercalare al bordo dell'apertura libera forma una specie di guarnizione (*annulus*), si distingue una faccia anulare ed una abanulare.

Per quanto attiene al numero e alla disposizione degli organi di comunicazione, uno zoide facente parte di una configurazione quinconciale ha tipicamente 8 septule laterali e due sistemi terminali di piastre multiporose che gli consentono di essere congiunto con sei zoidi adiacenti. Osservate dall' interno, nella metà prossimale dello zoide le septule laterali presentano il lato anulare; nella metà distale, il lato abanulare (SILEN, 1944; LUTAUD, 1961; BANTA, 1969; BOBIN, 1977).

Conopeum seurati - Gli organi di comunicazione trasversale sono costituiti da una doppia parete perforata da un sistema di 3 septule, di cui 2 piazzate alla periferia del muro distale e una in posizione mediana. La piastra centrale è di piccola taglia (h ≅ 30 μ), orbicolare, con numero limitato di pori. Le due marginali sono di maggiori dimensioni (h ≅ 50 μ) e con porosità irregolare (Tav. 3, fig. 3).

Le septule laterali presentano differenze morfologiche e strutturali (grado di calcificazione, numero di pori . . .) correlabili in massima parte alle varianti fenotipiche della colonia. Infatti nella configurazione-base (quinconce), ciascun muro è perforato da 3 septule di cui una al terzo superiore dello zoide, provvista internamente di piastra porosa (Fig. 3 a). Passando ad architetture zoariali più complesse si hanno anche 5 septule per lato, spesso con la faccia abanulare rivolta all' interno dello zoide (Fig. 3 b; Tav. 3, fig. 4).

Nelle branche erette quadriseriali (Tav. 3, figg. 1, 2) ove manca il contatto laterale tra le file longitudinali di zoidi, sui muri denudati si notano 3 septule distali ridotte alla semplice faccia abanulare. Il fatto può spiegarsi se si tien conto che ogni cistide neoformato è « donatore » (LUTAUD) di un corpo lenticolare di cellule destinato a formare la piastra cribrata interna e la parte anulare dello zoide adiacente. Come nota BOBIN (*ibid.*, p. 327) e come suggerisce il caso citato, è legittimo supporre che alla morfogenesi delle septule non sia sempre indispensabile il contatto tra due individui zoidali attigui.

Le septule basali compaiono sul pavimento quando si hanno contatti dorso a dorso della lamina basale o delle singole file di zoidi. Sono ben calcificate, piano-convesse, con pori infundibolari di differenti dimensioni (Tav. 2, fig. 8); o lenticolari, al fondo di una piccola depressione (Tav. 2,

fig. 9); oppure provviste di un forte ispessimento anulare e di una piastra a grossi pori (Tav. 2, fig. 7). Nulla si può dire al loro riguardo se non che gli organi di comunicazione basale sono conosciuti solo nelle *Cupuladriidae* e che sono costituiti da serie di camerette verticali aprentesi nella cavità celomatica basale, ampia come l'intera colonia (HAKANSSON, 1973).

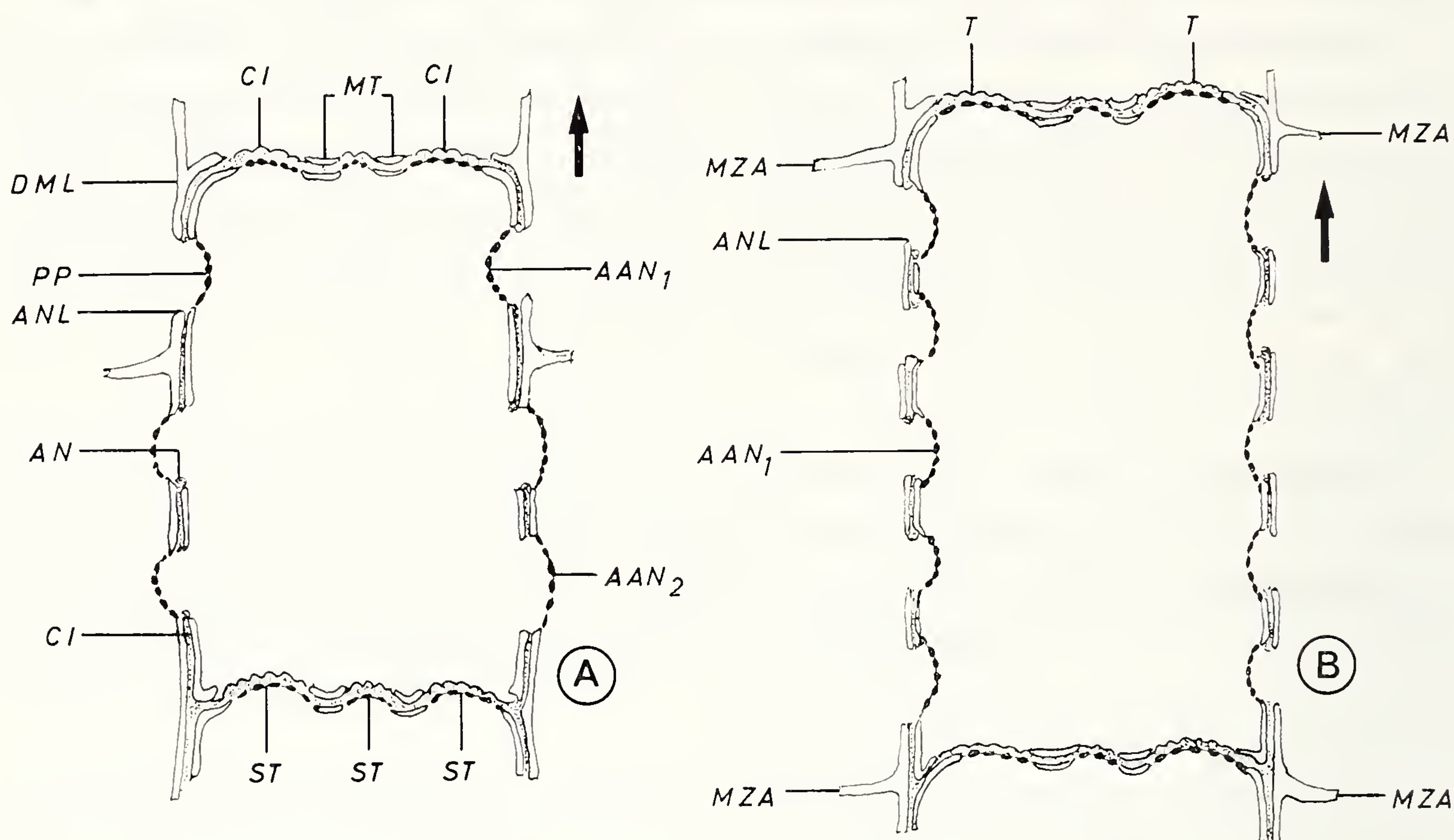


Fig. 3. — Septule laterali e trasversali in *Conopeum seurati*. A. Configurazione degli organi di comunicazione, in corrispondenza di una disposizione quinconciale degli zoidi. Nella parte distale si notano due septule laterali con il lato abanulare (AAN_1) e relativa piastra rossa (PP) rivolte all'interno dello zoide. Nella parte prossimale le septule sono 4 con il lato abanulare rivolto all'esterno (AAN_2). La cuticola intercalare (CI) circonda l'intera camera zoidale e forma un annulus (AN) attorno alla septula. B. Configurazione delle septule in corrispondenza di file di zoidi parallele e non alternanti (MZA, muri di zoidi adiacenti). Il lato anulare (ANL) è esterno e tutte le piastre porose sono all'interno dello zoide. In entrambi i casi le septule trasversali (ST) sono in numero di 6 (3 distali e 3 prossimali) e perforano un doppio muro (MT) con cuticola intercalare provvista di tubercoli (T). Le due frecce indicano la direzione prossimo-distale dello zoide.

Cryptosula pallasiana - Il numero e la posizione delle septule laterali non si discosta dal modello studiato da BANTA. Si hanno così 4 septule abanulari nella metà distale dello zoide e 4 anulari nella parte prossimale. Leggere modifiche si riscontrano in corrispondenza di zoidi biforcanti o al passaggio da file quinconciali a file debolmente alternanti.

Le septule trasversali sono 3; 2 sono in posizione marginale, hanno forma ellittica, grande taglia ($\Phi \cong 125\ \mu$), bordo anulare ispessito e pia-

stra finemente cribrata; la terza è minuscola ($\Phi \cong 35\ \mu$), di forma bacillare, variamente posizionata lungo la sutura mediana del muro trasversale (cf. Tav. 3, fig. 5). Ai lati si notano mensole di sostegno in numero variabile.

Conclusioni.

L'analisi della comunità a Briozoi, estesa alla parte settentrionale del delta del Po, ha portato alle seguenti considerazioni conclusive.

— La diversità tassonomica è estremamente bassa; in armonia con i modelli di instabilità climatica di SANDERS e BRETSKY & LORENZ, sono presenti due sole specie di Cheilostomi membraniporiformi *Conopeum seurati* (Canu) e *Cryptosula pallasiana* (Moll), entrambe marcatamente euritopiche.

— Negli stagni infestati da *Ruppia spiralis*, *Conopeum* è presente con numerose colonie, tutte di piccola taglia ed esclusivamente unilamellari. In substrati di altro tipo lo zoario si espande rapidamente, incorpora piccoli epibionti, sviluppa branche pseudovinculariiformi attorno a filamenti algali; lo strato primigenio, in concomitanza di fattori densità-dipendenti, è ricoperto da masse caotiche di individui celleporiformi, molti dei quali rigenerati nella loggia di un polipide primario. *Cryptosula*, epifita su alghe Cistoseiracee, edifica un morfotipo eschariforme, particolarmente effciente in regimi d'alta energia.

— In termini di *r*- e *K*-selezione gli organismi di ambienti instabili sono soggetti ad una maggior pressione di *r*-selezione (PIANKA, 1970). Nel delta, i componenti le popolazioni specifiche hanno attributi riferibili all'estremo *r* (es. riduzione della taglia degli zoari e quindi breve ciclo vitale; alta densità popolazionistica conseguente ad un elevato potenziale riproduttivo) o allo estremo *K* (es. massicci effetti di costipamento nel morfotipo celleporiforme). Questo fa pensare che le varie forme assumano posizioni variabili nel continuum *r*-*K*-selezione, in funzione di fattori biotici e abiotici del tutto contingenti. Tale concetto è già stato espresso da J. P. ROSS durante la conferenza IBA 1977.

— Negli ambienti eterogenei del delta, alle colonie di *Conopeum* e *Cryptosula* può risultare vantaggiosa l'acquisizione di una notevole biomassa in tempi relativamente brevi. La presenza di individui polimorfici (kenozoidi) e il diverso comportamento reologico dei materiali scheletrici, porta ad architetture zoariali completamente diverse. *Conopeum* si accresce secondo branche multiseriali divergenti, la cui autosindrome avviene per mezzo di kenozoidi. In questo caso il polimorfismo ha carattere di

cooperazione (cf. SHELTON, 1979, p. 151), richiede un elevato grado di integrazione morfologica (COOK, 1979) ed efficienti organi di comunicazione interzoidale (BOARDMAN & CHEETHAM, 1973; RYLAND, 1979). La specie di CANU ha infatti 3 sistemi di septule, che perforano rispettivamente i muri laterali, trasversali e basali. *Cryptosula* ha strutture zoeciali ben calcificate, e la tremocisti molto plastica (GAUTIER, *ibid.*). La lamina zoariale forma espansioni suberette, si inflette su se stessa, si anastomizza (con omosindrome?) con subcolonie della stessa specie. Il morfotipo che ne risulta è notevolmente specializzato e può considerarsi eschariforme. Anche per *Cryptosula* l'alto livello di integrazione aumenta il potenziale per la continuità di una risposta fisiologica adeguata agli stimoli ambientali (FARMER *et al.*, *ibid.*).

Ringraziamenti.

Al dott. FILIPPO PICCOLI dell'Istituto Botanico dell'Università di Ferrara che mi ha cortesemente determinato le macrofite raccolte nelle Valli del delta; agli studenti MIMMO GRAZIANI, GIORGIO ECONOMU, al sig. PAOLO FERRIERI, alla dott. SARA D'ONOFRIO che hanno partecipato alle varie escursioni in laguna; al sig. PAOLO FERRIERI che ha curato la fotografia al microscopio elettronico e a quello ottico; ai dott. RENZO SARTORI e PAOLO COLANTONI e al prof. VITTORIO VIALLI che hanno letto criticamente il manoscritto. La ricerca è stata eseguita con i fondi C.N.R. per la ricerca paleontologica.

OPERE CITATE

BANTA W. C., 1969 - The body wall of Cheilostome Bryozoa. II. Interzoidal communication organs - *J. Morph.*, 129, 2, pp. 149-170.

BANTA W. C., 1977 - Bodywall morphology of the sertellid Cheilostome Bryozoan, *Reteporellina evelinae* - *Amer. Zool.*, 17, pp. 75-91.

BANTA W. C. & HOLDEN P. M., 1974 - Bud size alone does not control zoid row bifurcation in *Schizoporella unicornis floridiana* (*Bryozoa, Cheilostomata*) - *Chesapeake Science*, 15, 2, pp. 104-109.

BOARDMAN R. S. & CHEETHAM A. H., 1973 - Colony dominance in Stenolemate and Gymnolaemate Bryozoa. « Animal colonies: development and function through time » - *Boardman, Cheetham and Oliver Ed. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc.*; Stroudsburg, Pennsylvania.

BOARDMAN R. S., CHEETHAM A. H. & COOK P. L., 1969 - Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa - *Proc. North Am. Paleont. Conv.*, Part C, pp. 294-320, *Allen Press*, Lawrence, Kansas.

BORG F., 1947 - Zur Kenntnis der Ökologie und des Lebenzyklus von *Electra crustulenta*, etc. - *Zool. Bidrag Uppsala*, 25, pp. 344-377.

BRETSKY P. W. & LORENZ D. M., 1969 - Adaptative response to environmental stability: a unifying concept in Paleoecology - *Proc. North Am. Paleont, Conv.*, Part E, pp. 522-550, *Allen Press*, Lawrence, Kansas.

CALVET L., 1900 - Contribution a l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins - *Coulet et fill. Ed.*, Montpellier, 488 pp.

CHEETHAM A. H., 1971 - Functional morphology and biofacies distribution of Cheilostome Bryozoa in the Danian Stage (Paleocene) of Southern Scandinavia - *Smith. Contrib. Paleobiology*, 6, p. 91.

COOK P. L., 1968 - Polyzoa from West Africa, the Malacostega, Part I - *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zoology*, 16, pp. 115-160.

COOK P. L., 1979 - Some problems in interpretation of heteromorphy and colony integration in Bryozoa. System. Ass. Special Vol. no. 11, « Biology and Systematics of Colonial Organisms » - *Larwood and Rosen Ed. Academic Press*, New York, pp. 193-210.

COOK P. L. & HAYWARD P. J., 1966 - The development of *Conopeum seurati* (CANU), and some other species of membraniborine Polyzoa - *Cahiers Biol. Mar.*, 7, pp. 437-443.

COWEN R. & RIDER J., 1972 - Functional analysis of fenestellid Bryozoan colonies - *Lethaia*, 5, pp. 145-164.

DUDLEY J. E., 1973 - Observations on the reproduction, early larval development, and colony astogeny of *Conopeum tenuissimum* (Canu). *Chesapeake Science*, 14, 4, pp. 270-278.

FARMER J. D., VALENTINE J. W. & COWEN R., 1973 - Adaptative strategies leading to the ectoproct ground-plan - *System. Zool.*, 22, 3, pp. 233-239.

GAUTIER Y. V., 1962 - Recherches ecologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Mediterranee Occidentale - *Rec. des Trav. Stat. Mar. Endoume*, 24, pp. 1-434.

HAKANSSON E., 1973 - Mode of growth of the *Cupuladriidae* (*Bryozoa, Cheilostomata*). Living and fossil Bryozoa, Proc. of the Int. Bryozool. Ass. Conf. - *G. P. Larwood Ed. Academic Press*, London, pp. 287-298.

JEBRAM D. & VOIGT E., 1977 - Monsterzooide und Doppelpolypide bei fossilen und rezenten Cheilostomata *Anasca* (*Bryozoa*) - *Abh. Verh. natur. Ver. Hamburg*, vol. 20, p. 151-183.

KNIGHT-JONES E. W. & MOISE J., 1961 - Intraspecific competition in sedentary marine animals - *Symp. Soc. exp. Biol.*, 15, pp. 72-95.

LAGAAIJ R., 1952 - The pliocene Bryozoa of the Low Countries and their bearing on the marine stratigraphy of the North Sea region - *Neder. Geol. Sticht. Meded*, serie C, 5, 5, pp. 1-233.

LEVINS R., 1968 - Evolution in changing environments - *Princeton University Press*, Princeton, N.J., 129 pp.

LUTAUD G., 1961 - Contribution a l'etude du burgeonnement et de la croissance des colonies chéz *Membranipora membranacea* (LINNÉ). Bryozoaires Chilostome - *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 91, pp. 157-300.

MARCUZZI G., 1968 - Ecologia animale - *Feltrinelli Ed.*, Milano, 832 pp.

MCARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1967 - The theory of Island biogeography - *Princeton University Press*, Princeton, N.J., 203 pp.

NEVIANI A., 1937 - I Briozoi della laguna veneta - *Boll. Pesc. Pisc. Idrobiol.*, 13, 4, pp. 1-24.

NEVIANI A., 1939 - I Briozoi adriatici - *Mem. Ist. veneto Sc.*, 30, 4, pp. 1-131.

ODUM E. P., 1973 - Principi di Ecologia - *Piccin Ed.*, Padova, 599 pp.

OSBURN R. C., 1952 - Bryozoa of the Pacific coast of America, part 2, Cheilostomata-Ascophora - *Allan Hancock Pacific Expendition*, 14, no. 2, pp. 271-611.

PIANKA E. R., 1970 - On r- and k-selection - *Amer. Natur.*, 109, pp. 592-596.

POWELL N. A. & COOK P. L., 1966 - Conditions inducing polymorphism in *Thalamoporella rozieri* (AUDOUIN) (Polyzoa, Anasca) - *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 53-59.

PRENANT M. & BOBIN G., 1966 - « Faune de France. Bryozoaires, 2[eme] partie (Chilostomes Anasca) », no. 68, *Feder. franc. des Soc. de Sciences Nat.*, Paris, 647 pp.

RIDER J. & COWEN R., 1977 - Adaptative architectural trends in encrusting ectoprocts - *Lethaia*, 10, pp. 29-41.

ROSS J. R. P., 1979 - Ectoproct adaptations and ecological strategies - Syst. Ass. Special Vol. no. 13, « Advances in Bryozoology », pp. 283-294. *Larwood and Abbot Ed. Academic Press*, New York.

RYLANDS J. S., 1979 - Structural and physiological aspect of coloniality in Bryozoa - Syst. Ass. Special Vol. no. 11, « Biology and Systematics of Colonial Organisms », pp. 211-242, *Larwood and Rosen Ed. Academic Press*, New York.

RYLAND J. S. & HAYWARD P. J., 1977 - British anascan Bryozoans. Cheilostomata: Anasca - Synopses of the British Fauna no. 10, pp. 1-188 - *D. M. Kermac Ed. Academic Press*, London.

SANDERS H. L., 1968 - Marine benthic diversity: a comparative study - *Amer. natur.*, 102, No. 925, p. 243-282.

SCOPF T. J. M., 1973 - Ergonomics of polymorphism: its relation to the colony as the unit of natural selection in species of the Phylum Ectoprocta. Animal colonies, pp. 247-294. *Boardman, Cheetham and Oliver Ed. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc.*; Stroudsburg, Pennsylvania.

SCHOPF T. J. M. & GOOCH J. L., 1971 - A natural experiment using deep-sea invertebrates to test the hypothesis that genetic homozygosity is proportional to environmental stability - *Biol. Bull.*, 141, p. 401.

SCHOPF T. J. M. & GOOCH J. L., 1972 - A natural experiment to test the hypothesis that loss of genetic variability was responsible for mass extinction of the fossil record - *Journ. Geol.*, 80, pp. 481-483.

SHELTON G. A. B., 1979 - Co-ordination of behaviour in Chidarian colonies - Syst. Ass. Special Vol. no. 11, « Biology and Systematics of Colonial Organisms ». pp. 141-154. *Larwood and Rosen Ed. Academic Press*, New York.

SILEN L., 1944 - On the formation of the interzooidal communications of the Bryozoa - *Zool. Bidr. Uppsala*, 22, pp. 433-488.

SILEN L., 1977 - Polymorphism. Biology of Bryozoans - *Wollacot & Zimmer Ed., Academic Press*, New York, pp. 183-232.

SOULE J. D., 1973 - Histological and histochemical studies of the bryozoan-substrate interface. Living and fossil Bryozoa, Proc. of the Int. Bryozool. Ass. Conf. - *G. P. Larwood Ed. Academic Press*, London, pp. 343-347.

SOULE J. D. & SOULE D. F., 1964 - Clarification of the family *Thalamoporellidae* (*Ectoprocta*) - *Bull. Soc. Calif. Acad. Sc.*, 4, pp. 193-200.

Pavia — Tipografia Fusi — 15 Giugno 1980

Direttore responsabile: PROF. CESARE CONCI

Registrato al Tribunale di Milano al N. 6574